

山梨醇对植株抗逆性作用的研究进展^①

杨光¹, 李玲玉¹, 黄明丽¹, 杨凡昌¹, 张凤魁², 徐荣臣², 颜冬云^{1*}

(1 青岛大学环境科学与工程学院, 山东青岛 266071; 2 鲁化好阳光生态肥业有限公司, 山东滕州 277527)

摘要: 山梨醇作为一种重要的植物内源物质, 广泛参与调控植株防御反应和形态发育相关的多种生物学过程, 应对各种环境胁迫的应激反应, 因此山梨醇使植株获得抗性的研究受到广泛关注。本文综述了近年来山梨醇在植株抗逆性研究中取得的进展, 包括植物在遭受环境胁迫时植株体内山梨醇含量的变化, 以及外源山梨醇在促进植株对营养元素的吸收和提高愈伤组织诱导率等方面的应用研究, 提出了当前山梨醇研究中存在的问题, 并对山梨醇提高植株抗逆性在我国高产优质高效农业发展中所起的作用进行了展望。

关键词: 山梨醇; 非生物胁迫; 植株; 抗逆性

中图分类号: Q945.78 **文献标识码:** A

山梨醇(sorbitol)是一种用途广泛的化工原料, 在日化、食品、医药等行业作用显著。随着社会经济的飞速发展, 其应用范围不断扩展, 农用研究作为新兴领域值得关注。山梨醇是许多蔷薇科植物中光合作用的主要产物, 不仅在蔷薇科植物自身生长发育中具有重要作用, 而且与生物和非生物逆境下的抗性密切相关, 因此对植物中的山梨醇开展研究具有重要意义^[1-2]。

近年来, 中国耕地数量持续减少, 2×10^7 hm² 盐碱荒地尚待开发; 我国淡水资源短缺, 每年因干旱粮食减产达 $1 \times 10^7 \sim 1.5 \times 10^7$ t。这无疑给中国的粮食生产提出了严峻的挑战^[3-4]。大量研究表明, 当植物遭遇逆境时山梨醇可作为小分子渗透物质在植株体内积累, 山梨醇对提高植物抗旱、抗盐碱、抵御低温、抗火疫病、清除活性氧等能力具有重要作用。此外, 外源性山梨醇的应用对提高植物的抗逆性也有重要的作用, 如提高植物的抗旱性^[5]、耐盐性^[6]、耐寒性^[7]、促进养分吸收^[8-9], 改善植物品质^[10], 提高愈伤组织诱导率^[11]等作用。

1 山梨醇与植物抗逆性研究

1.1 植物对非生物胁迫的响应

常见的非生物胁迫因子有盐害、干旱、高/低温、重金属污染等^[12]。大量研究表明, 植物在各种非生物胁迫下, 会积累大量小分子有机物质来调节细胞内

渗透压, 维持蛋白质的稳定, 从而减少逆境对植物造成的伤害^[13-16]。渗透势的减小是由于细胞内可溶性糖积累的结果, 这种渗透势的调节对植物的生存是非常关键的^[17]。山梨醇与植物对多种非生物胁迫的抗逆性反应有着十分密切的联系^[18]。山梨醇能在叶绿体和细胞基质中合成和分解。在细胞基质中, 通过山梨醇磷酸脱氢酶合成的山梨醇将被用于韧皮部的承载, 并从源器官转移到库器官; 其功能主要用来维持山梨醇在叶绿体和细胞基质中的浓度。山梨醇含有多个羟基, 亲水能力强, 能有效维持细胞膨压, 进而有效抵抗环境胁迫下的渗透脱水。非生物胁迫下诱导山梨醇的积累, 也证实了山梨醇作为一种渗透调节物质帮助植株维持不利生长条件下的渗透平衡^[19]。有研究表明非生物胁迫引起的细胞渗透压的变化提高了醛糖还原酶转录的能力, 使其 mRNA 和蛋白质含量升高, 进而导致山梨醇的积累^[20]。

植物体内山梨醇含量与植物环境耐受性的潜在关系已有报道。部分研究表明, 苹果^[21]、车前草^[22]等植物在遇到逆境胁迫时, 也会在体内大量积累山梨醇, 其和甘露醇一样作为一种小分子渗透调节物质来缓解逆境胁迫对植物的伤害^[23]。

1.2 山梨醇对植物抗旱性的影响

据统计干旱导致作物减产达 50%~73%^[24-26]。干旱胁迫下, 植物经历氧化刺激诱导活性氧的产生(过氧

基金项目: 山东省重点研发计划项目(2017GNC11116), 国家自然科学基金项目(31400371; 41705098)和产学研横向课题(2016006)资助。

* 通讯作者(yandongyun666@hotmail.com)

作者简介: 杨光(1993—), 男, 山东滕州人, 硕士研究生, 研究方向为土壤环境化学。E-mail: yangguang20152015@126.com

化物、羟基自由基、过氧化氢等)来反映干旱强度^[27]。植物已经发展了几种自适应策略,以应对环境胁迫^[28]。但这种适应策略需要经历一定的过程^[29]。在这个过程中,植物减少细胞渗透势,合成一些有助于细胞保持水合状态的低分子量化合物,如山梨醇、甘露醇等,维持细胞内的膨压,抵抗干旱和细胞脱水^[30-31];另一方面,植物也会通过提高抗氧化酶的活性来适应干旱环境。

国内外学者通过水分胁迫试验对植物体内山梨醇含量的变化进行了研究。山梨醇可能有助于植物脱水耐性^[32]。Raney等^[33]分析了水分胁迫下樱桃树叶片中可溶性碳水化合物的含量,其中山梨醇的浓度最高,结果表明总可溶性碳水化合物的增加主要是由于山梨醇的增加导致的。后期对山杏的研究也证实了这一点^[34]。Wang和Stutte^[35]利用温室盆栽2年生苹果树(*Jonathan*)进行试验,测定了不同水分胁迫下成熟叶片中可溶性糖的含量,表明山梨醇浓度会随着胁迫的发展而升高。后来学者Jie等^[36]利用温室盆栽1年生苹果树(*Malus domestica Borkh*)进行试验,发现干旱胁迫不仅影响植株对氮、磷的吸收且叶片内的山梨醇长时间维持一个较高的浓度水平。这表明山梨醇含量是与果树抗旱性密切相关的生理指标。Kobashi等^[37]认为水分胁迫下赤霉素(ABA)加速糖类物质的积累是由激活山梨醇代谢开始的。在水分胁迫下,桃树体内山梨醇代谢发生改变,首先是茎尖(库器官)内山梨醇脱氢酶(降解山梨醇的酶)活性降低,从而茎尖中山梨醇的降解量减少,进而引起茎尖内山梨醇积累使库强降低,导致从成熟叶片中输送的山梨醇量减少,最终成熟叶片中山梨醇积累,使山梨醇-6-磷酸脱氢酶(合成山梨醇的酶)的活性下降^[38]。其他试验也观察到了同样的现象^[39]。且水分胁迫抑制了山梨醇和葡萄糖向淀粉的转化,表明山梨醇是衡量水分胁迫后溶质变化的有效指标^[40]。山梨醇转运蛋白(SOT)是山梨醇运转的重要载体,研究表明,SOT也参与了植物胁迫响应进程,如干旱胁迫时苹果根、韧皮部及叶片等源器官内山梨醇含量上升,同时*MdSOT3*和*MdSOT5*在上述部位的表达量也显著上升^[41]。也有报道认为,环境胁迫下山梨醇含量的增加是因为*S6PDH*基因在逆境条件下的表达量升高,从而促进了山梨醇的合成,其他几个试验也观察到了同样的现象^[42-44]。Alcobendas等^[45]研究结果表明,和充分灌溉相比,调亏灌溉桃树果实中含有更多的山梨醇,与Dietrich等^[46]研究未灌溉果树的水果汁中山梨醇含量增加结果相符。张钊^[47]分析了苹果树在短期干旱胁迫下山梨醇

含量变化,结果表明干旱胁迫下山梨醇合成的增加改变了苹果树叶片中的糖平衡,引起了糖代谢模式的改变,以适应苹果树叶片中碳流的改变和植物存活对碳的需要;为进一步探明山梨醇在苹果树抗旱性中的作用,该研究分析了山梨醇合成受抑制的基因,发现山梨醇不仅作为渗透调节剂调控着叶片的水势和保水力,影响植物抗旱性,同时山梨醇也调控着植物叶片气孔保卫细胞的开张度,山梨醇合成的降低使干旱条件下保卫细胞的开张度较大,增加了水分散失。这些研究表明山梨醇在因水分胁迫而引起的渗透调节中可能起主要作用,从而提高了抗性^[48-49]。有证据表明,外源山梨醇的施加能增强植株的耐旱性。孟艳玲等^[5]测定了干旱胁迫下,外源喷施一定浓度的山梨醇后平邑甜茶生理生化指标的变化,结果表明叶片喷施山梨醇可以改善受胁迫植株的光合状况,减缓叶片水势下降,减少新梢生长受抑,提高植株耐旱性。因此,缺水胁迫下山梨醇(内源与外源)有助于植物生长。另有试验表明,山梨醇亦可加强哺乳动物细胞对干燥过程的耐受力^[50]。

1.3 山梨醇对植物耐盐性的影响

盐胁迫是目前限制农业生产的主要非生物因素之一。盐分通过渗透胁迫和离子平衡的破坏影响植物的性能,从而导致代谢紊乱,生物量下降,影响植物体正常的生长发育^[51-52]。其对渗透压的影响主要是增加体内过氧化氢(H_2O_2)等活性氧的含量,破坏大分子如脂类、蛋白质和核酸的结构^[53-54]。山梨醇已被证实参与应对盐胁迫的响应。

将6-磷酸山梨醇脱氢酶基因(*gutD*)导入植物,*S6PDH*的表达可使转基因植株产生山梨醇^[55-56];Gao等^[57]利用农杆菌介导叶盘转化法将*S6PDH*基因cDNA导入柿中,获得了耐盐能力明显提高的转基因植株,且在一定范围内转基因植株内的山梨醇的含量同抗胁迫能力呈正相关。陈述^[58]将*gutD*基因转入毛白杨植株中,与对照相比,转基因植株耐盐性明显提高,转基因植株能够在150 mmol/L NaCl胁迫下存活生长,而对照只能在75 mmol/L NaCl胁迫下存活。这些结果均表明山梨醇与植物的耐盐能力有关。王慧中和黄大年^[59]及刘俊君等^[60]的研究也得出了类似的结果。此时山梨醇含量的增加是因为*gutD*基因在逆境条件下的表达升高,从而促进山梨醇的积累。他们认为胞液间的不平衡引起了山梨醇的积累,而山梨醇的积累又促进了植物的光合作用,进而提高植物耐盐性。这种效应在其他植物上的效果也很显著。在盐胁迫下,番茄叶片中醛糖还原酶活性和山梨

醇含量升高可使植株抗盐性提高^[61]。Pommerrenig 等^[62]分析盐胁迫下大车前植物叶片中山梨醇和蔗糖的含量,发现在维管束富集的组织 and 叶片的韧皮部汁液中检测到了山梨醇的积累,而叶片中蔗糖的含量则很少;NaCl 处理的试验也发现,在韧皮部汁液中山梨醇/蔗糖的比值增加,这表明山梨醇是响应盐胁迫十分敏感的渗透调节物质。因此推测盐胁迫下山梨醇的合成能增强植物抵抗盐胁迫的能力。杨洪兵和杨世平^[63]研究发现适当浓度的山梨醇处理可显著促进盐胁迫下荞麦种子萌发及幼苗生长,增加幼苗根系活力,改善盐胁迫下荞麦幼苗的生理特性^[64],与赵京刚和张苍梅^[65]研究结果相似。汪鑫^[66]研究结果表明,盐胁迫下一定浓度的山梨醇-硼酸复合物能减轻胁迫条件小麦幼苗对水吸收的抑制作用,显著提高超氧化物歧化酶(SOD)的活性和降低丙二醛(MDA)的含量,并参与多种代谢调节,从而提高耐盐性,减轻盐胁迫下对小麦幼苗生长发育的影响。杨艳华等^[6]研究表明外源喷施一定浓度的山梨醇对两优培九和武运粳 7 号抵抗盐胁迫具有一定的缓解作用。Theerakulpisut 和 Gunnula^[67]探究了山梨醇作为渗透调节剂对两个水稻品种(盐敏感型:KDML105 和耐盐型:PK)生长和生理特性的影响,结果表明,盐胁迫下外源山梨醇可以缓解 KDML105 生长抑制,同时减少体内 H₂O₂ 和 MDA 的含量来减缓盐害对其的影响。Jain 等^[68]研究表明外源山梨醇能增加渗透胁迫下玉米幼苗的干重,这也证实了 Theerakulpisut 和 Gunnula^[67]的研究结果。

1.4 山梨醇对植物耐寒性的影响

低温是影响温带植物生长的重要非生物胁迫因子之一。山梨醇与植物抗寒性关系密切^[69]。在植物越冬期间,温带植物通过代谢促进糖醇(山梨醇、甘露醇等)、可溶性糖(蔗糖、海藻糖等)、低分子量含氮化合物(脯氨酸、甜菜碱等)等冷冻保护剂的合成,来提高自身的耐寒性^[29]。Hirai 等^[70]研究发现,枇杷叶片中山梨醇含量冬季约为夏季的 2 倍,到春季下降;研究苹果幼树休眠后可溶性糖的成分、分布及变化发现,秋、冬树体内的糖分主要为山梨醇,占 60%~80%,春季储藏器官中山梨醇含量下降^[71]。结合低温对 *S6PDH* 及其基因表达的影响,以上研究表明逆境下山梨醇浓度的增加主要是因为 *S6PDH* 基因在转录水平的增加引起的。推测植物中的山梨醇具有抵御冷害的作用,类似于甘露醇起到清除活性氧的作用^[38]。有证据表明,山梨醇可以显著增加过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)的活性,降低叶片 MDA 的含量^[63]。推测山梨醇的施加可能通过酶活性的增加清除自由

基,减缓积累伤害,提高植物自身低温适应能力,和外源甜菜碱作用机理相似^[72]。

在生长季节,光合作用光反应强,过多的烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸(NADPH)不能透过叶绿体的膜疏散到细胞质,过多的同化力会对叶绿体的结构造成损伤。而山梨醇的合成可以利用部分 NADPH,缓解对其叶绿体结构造成的损伤。在非生长季,根据山梨醇的含量在植物体内季节性的变化,它被认为是蔷薇科植物抗冻性起作用的一种储藏物质。Chen 等^[73]探讨糖醇和蛋白质在冷冻干燥过程中对保加利亚乳杆菌(LB6)生存的影响,结果表明山梨醇和蛋白质的组合对其成活率有积极的作用效果,并为进一步研究糖醇和蛋白质组合作为 LB6 的冻干保护剂提供了依据。徐刚标等^[74]研究表明山梨醇作为冷冻保护剂对银杏愈伤组织的保护有良好的效果。谢玉明等^[75]研究荔枝胚性悬浮细胞玻璃化法超低温保存的一些因素,建立了玻璃化法超低温保存荔枝胚性悬浮细胞的冻存程序,证明 0.4 mol/L 山梨醇预培养 2 d 的胚性悬浮细胞适合作为超低温保存的材料。在杏愈伤组织和原生质体的超低温保存中,一定浓度的二甲基亚砜(DMSO)和山梨醇作为冰冻保护剂,可使杏的原生质体和愈伤组织在-40℃下保存^[76-77]。后续的研究也证明了这种冰冻保护剂的保存效果^[78]。刘一盛等^[79]探索了山梨醇对马铃薯试管苗低温保存的影响,结果表明山梨醇能显著延缓马铃薯试管苗的生长,这与吴京姬等^[80]的研究相符。杨波等^[81]研究低温保护剂与其分子结构的关系,表明添加山梨醇的低温保护液后,低温保护效果最好。另有试验表明,越冬昆虫体内聚集山梨醇等小分子抗冻保护剂,有助提高昆虫机体的耐寒性^[82]。

1.5 山梨醇对其他胁迫的影响

随着全球环境的变化,各气候要素也发生改变,其中高温现象持续的时间越来越长且愈加频发,成为影响干旱半干旱地区植物生长最主要的因素之一。太阳辐射可以对植物生物大分子产生直接伤害,同时又激发植物体活性氧的产生而引起氧化伤害^[83]。植物生长在根本上取决于光合作用强度的大小,其作为一个高热敏感性生理过程能被高温胁迫显著抑制^[84-86]。高温和高辐射对果实品质也有很大影响,比如在果实硬度、果实可溶性固形物含量及外表色泽的发展等方面^[87-88]。有研究表明,山梨醇可能起到一种抗氧化剂的作用,可清除活性氧,在抗氧化酶系统(SOD、POD、CAT)的协同作用下精密调控活性氧的平衡^[89]。同时国内的一些学者也证实了山梨醇可显著增加抗氧化

酶系统的活性^[63]。这可能是解决光照引起的对水果高辐射和表皮高温问题的关键。Muizzuddin 等^[90]研究了表皮角质细胞在添加外源山梨醇后能否避免高渗透胁迫,通过评估含有山梨醇制剂在干旱和湿润地区的使用效果,结果发现山梨醇表现出显著的皮肤屏障修复和保湿能力。Chae 等^[91]研究表明外源山梨醇可被用来生产渗透调节物质(海藻糖)或者直接作为能源物质(葡萄糖)。另有试验表明,在高温胁迫下,昆虫可能通过合成小分子物质来抵御高温伤害^[92]。山梨醇与植物抗火疫病的能力密切相关。Suleman 和 Steiner^[93]在研究了苹果不同叶龄的叶片与火疫病发生强度的关系后发现,成熟叶片比幼叶有更强的抗病能力,他们认为这是由于成熟叶片中山梨醇的含量更高,这些叶片中的细胞进而有更高的渗透调节能力去抵御火疫病的发生。

2 山梨醇对植物生长发育的影响

2.1 对植物养分吸收及品质提升的影响

营养缺乏将严重干扰植物正常的生长发育。有证据表明,山梨醇能提高植物对硼的利用效率^[94]。在植物体内,硼是一种可重复利用元素,老叶中的硼能够向新叶中转移^[95]。研究发现山梨醇能与硼形成复合体,使硼在韧皮部中的运输能力增强,从而提高植物对硼亏缺的抵抗力^[96-97]。Brown 等^[96]利用转基因手段再次证明了山梨醇可以促进植物体内硼的吸收利用。Ohta 等^[98]发现分解山梨醇的酶广泛分布在番茄的不同组织器官内,认为番茄内山梨醇与硼的转运有关。另外外源添加¹⁴C 标记山梨醇的结果表明,山梨醇可以通过主动运输很快进入韧皮部^[99]。因此,山梨醇分子量小、溶解度高、性质比较稳定很难被代谢消耗的特点使其作为蔷薇科植物主要的运输物质形式,从合成部位运输到代谢或储存部位。虎净等^[9]探究了棉花叶片喷施山梨醇和硼混合样,结果表明,植株吸硼量比单纯施硼提高了 38%,生殖器官的硼吸收量提高了 23.28%,山梨醇显著提高了棉花体内硼的再分配与利用效率。

国内的学者探究了外源山梨醇与植物养分吸收的关系,并取得了一些成果。研究表明,对苹果果面喷施 2% 山梨醇,可在一定程度上提高果实内在品质^[100]。研究发现^[10,101]外源山梨醇可提高发育期果实的山梨醇脱氢酶(SDH)和山梨醇氧化酶(SOX)的活性,在果实发育后期,新红星苹果果实的果糖和葡萄糖积累较为显著。这可能是输入山梨醇转化的结果^[102]。其他试验也观察到了同样的现象^[103-104]。总糖含量被认

为是反映果实品质重要的指标^[105]。周平等^[106]采用外源山梨醇 200 mg/L 喷施树体,结果表明,其能显著提高大久保桃果实中的蔗糖含量,影响了其他糖组分的平衡;这表明外源山梨醇可以作为一种栽培措施促进果实中特定糖的积累,改善果实口感。于会丽等^[8]研究表明叶片喷施一定浓度的山梨醇能有效提高小油菜对氮、磷、钾养分的吸收,促进其生长。丁双双等^[107]也证实了叶面喷施糖醇能有效增加小白菜的生物量,促进其对中微量元素的吸收,提升白菜品质,沈欣等^[108]的研究结果与上述两例相似。综合以上研究结果可以看出,配合外源施加山梨醇不仅可提高肥料的利用率,而且对作物的生长、品质及抗逆性方面具有良好的效果。除此之外,山梨醇良好的保湿和保鲜的特性,有利于延长成熟后的果品保存期,另外山梨醇进入人体后能在肝脏中转化为果糖被代谢吸收的特性亦有助于提高作物品质^[109]。

2.2 可以作为组织培养的优质碳源

目前,组织培养多以蔗糖作为碳源物质。但是,对于某些蔷薇科植物来说,山梨醇也许是一种更好的碳源。目前,已有大量研究表明,通过添加山梨醇可以显著提高植物愈伤组织生长及分化再生的能力。Feng 等^[110]学者研究表明,山梨醇促进水稻愈伤组织植株再生频率的同时也作为一种化学信号来直接或间接地改变基因表达。山梨醇可作为苹果^[111]和砧木、杏^[112]和梨^[113]等果树愈伤组织生长的适宜碳源,既可以得到较高的增殖倍数,又有利于芽的生长。Ahmad 和 Ali^[114]以桃砧木 GF677 试管苗为材料,探讨山梨醇和蔗糖作为培养基碳源对其不定芽增殖和生根的影响,结果表明山梨醇的效果更好。对苹果砧木 M9 和 M26 的研究发现,山梨醇是茎尖快繁适宜的碳源^[115]。王亚琴等^[11]研究发现,山梨醇不仅可以提高愈伤组织的诱导率,而且对植株生长有显著的促进作用。Geng 等^[116]以 4 个水稻品种的成熟胚为材料,在愈伤组织的诱导、继代和分化 3 个培养阶段添加不同浓度的山梨醇观察分化效果,结果发现,一定浓度的山梨醇可以显著提高愈伤组织分化率,与前人的研究相符^[117]。Markovic 等^[118]通过体外培养探究不同浓度的山梨醇对处于增殖期中华石竹生长发育的影响,得到的结果表明,山梨醇对其生长发育有积极的影响;同时其也可作为中华石竹体外培养的一种能源。林顺权和陈振光^[119]发现,枇杷原生质体起源的愈伤组织,只有转入 3% 或 5% 的山梨醇为碳源的培养基中,才能分化茎原基并进而再生植株。以上这些研究证明山梨醇在愈伤组织继代培养中促进愈伤

组织生长,提高其适应环境胁迫的能力^[120]。

3 展望

山梨醇合成相对简单,可以内源产生山梨醇的植物多属于蔷薇科木本植物,但产生的山梨醇的浓度有限,所以外源山梨醇对保护植物在胁迫条件下的生长具有重要意义。外源山梨醇提高抗逆性的研究已取得很大进展,但在机理上和农业应用上仍然存在一些问题需要深入探究。

1)前人对山梨醇的研究,多集中于山梨醇含量及相关酶含量变化规律等方面,对分子机制方面的研究尚不深入。因此研究山梨醇及其代谢相关酶的调节机理,尤其是增强植物耐受各种非生物胁迫的机制方面,以及将基因工程和常规育种结合起来发展新的耐逆品种将成为今后研究的方向。

2)当前研究大多建立在局部的形态指标或生理生化指标的基础上,主要针对作物的萌发期或幼苗时期等短期环境胁迫,在实际应用上还有一定的局限性。并且已有的文献资料更多专注于单一环境因子胁迫研究,但实际环境的胁迫是复杂的、交互的。结合作物在不同的生长发育阶段、各种环境因子的共同作用下可能具有不同的响应方式,以及对长期环境胁迫下添加外源山梨醇的作用效果研究,尤其是复杂环境胁迫下植物的抗胁迫生理机制和提高其适应机制的研究和探讨还远远不足,应进一步加强。

3)我国农业当前面临的一重大问题是肥料利用率低下,这严重制约绿色环保农业的发展,如何充分利用山梨醇在植物韧皮部运输的特点(山梨醇可与多种金属元素形成螯合物,不容易被植株韧皮部碱性环境所固定,提高营养元素的有效性),结合合理施肥方式,促进肥料的吸收利用亦是今后农业科学家要面对的重要课题。

参考文献:

- [1] Liu D F, Ni J B, Wu R Y, et al. High temperature alters sorbitol metabolism in *pyrus pyrifolia* leaves and fruit flesh during late stages of fruit enlargement[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2013, 138(6): 443-451
- [2] 肖艳. 我国新型水溶性微量元素肥料应用现状与展望[C]//第七届全国新型肥料学术研讨会论文集. 大连:中国植物营养与肥料学会, 2016: 152-159
- [3] 潘欣. 转 *OsMAPK4*、*OsCDPK7* 基因耐盐碱水稻的筛选与抗性分析[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2010
- [4] 王利彬. 大豆对干旱胁迫响应及复水效应的研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2013
- [5] 孟艳玲, 刘林, 白涛, 等. 干旱胁迫下外源山梨醇对平邑甜茶耐旱性影响[J]. *北方园艺*, 2009(5): 69-70
- [6] 杨艳华, 陈国祥, 刘少华, 等. 外源山梨醇对盐胁迫下两优培九和武运粳 7 号光合特性及类囊体膜多肽组分的影响[J]. *中国水稻科学*, 2004, 18(3): 234-238
- [7] 陈合, 张建华, 秦涛, 等. 山梨醇、甘露醇及甜菜碱等对两歧双歧杆菌冻干的影响[J]. *食品科技*, 2014, 39(1): 19-23
- [8] 于会丽, 林治安, 李燕婷, 等. 喷施小分子有机物对小油菜生长发育和养分吸收的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2014, 20(6): 1560-1568
- [9] 虎净, 危常州, 马小娟, 等. 不同施硼方法对棉花硼素吸收与转运的影响[J]. *石河子大学学报(自然科学版)*, 2015, 33(3): 270-274
- [10] 叶成荣, 刘更森, 王永章, 等. 外源糖对苹果果实山梨醇代谢相关酶活性的影响[J]. *天津农业科学*, 2011, 17(3): 5-8
- [11] 王亚琴, 梁承邺. 籼稻不育系中 A 完善再生系统的研究[J]. *中山大学学报(自然科学版)*, 2006, 45(5): 81-84
- [12] Sreenivasulu U N, Sopory S K, Kavi Kishor P B. Deciphering the regulatory mechanisms of abiotic stress tolerance in plants by genomic approaches[J]. *Gene*, 2007, 388(1/2): 1-13
- [13] Santos H, Costa M S D. Compatible solutes of organisms that live in hot saline environments[J]. *Environmental Microbiology*, 2002, 4(9): 501-509
- [14] 杜金友, 陈晓阳, 李伟, 等. 干旱胁迫诱导下植物基因的表达与调控[J]. *生物技术通报*, 2004(2): 10-14
- [15] 张任凡, 樊美丽, 魏凌云, 等. 水分条件对陕西安康地区枇杷幼果期生理的影响[J]. *园艺学报*, 2015, 42(4): 778-784
- [16] Macchi F, Eisenkolb M, Kiefer H, et al. The effect of osmolytes on protein fibrillation[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2012, 13(3): 3801-19
- [17] Chaves M M, Maroco J P, Pereira J S. Understanding plant responses to drought - from genes to the whole plant[J]. *Functional Plant Biology*, 2003, 30(3): 239-264
- [18] Kanayama Y. Physiological roles of polyols in horticultural crops[J]. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 2009, 78(2): 158-168
- [19] Liang D, Cui M, Wu S, et al. Genomic structure, sub-cellular localization, and promoter analysis of the gene encoding sorbitol-6-phosphate dehydrogenase from apple[J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2012, 30(4): 904-914
- [20] Burg M B, Ferraris J D, Dmitrieva N I. Cellular response to hyperosmotic stresses [J]. *Physiological Reviews*, 2007, 87(4):1441-1474
- [21] Loescher W H. Physiology and metabolism of sugar alcohols in higher plants[J]. *Physiologia Plantarum*. 1987, 70(3): 553-557
- [22] Ahmad I, Larher F, Stewart G R. Sorbitol, a compatible osmotic solute in *plantagomaritima*[J]. *New Phytologist*, 1979, 82(3): 671-678

- [23] Pharr D M, Stoop J M H, Williamson J D, et al. The dual role of mannitol as osmoprotectant and photoassimilate in celery[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 1995, 30(6): 1182–1188
- [24] Nazar R, Umar S, Khan N A, et al. Salicylic acid supplementation improves photosynthesis and growth in mustard through changes in proline accumulation and ethylene formation under drought stress[J]. *South African Journal of Botany*, 2015, 98: 84–94
- [25] Xu Z Z, Zhou G S, Shimizu H. Plant responses to drought and rewatering[J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2010, 5(6): 649–654
- [26] Langridge P, Reynolds M P. Genomic tools to assist breeding for drought tolerance[J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2015, 32: 130–135
- [27] Apel K, Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2004, 55(1): 728–749
- [28] Zahed H, Mohammad-Zaman N, Setsuko K. Plant cell organelle proteomics in response to abiotic stress[J]. *Journal of Proteome Research*, 2012, 11(1): 37–48
- [29] Janska A, Marsik P, Zelenkova S, et al. Cold stress and acclimation-what is important for metabolic adjustment?[J]. *Plant Biology*, 2010, 12(3): 395–405
- [30] Hoekstra F A, Golovina E A, Buitink J. Mechanisms of plant desiccation tolerance[J]. *Trends in Plant Science*, 2001, 6(9): 431–438
- [31] Ramanjulu S, Bartels D. Drought-and desiccation-induced modulation of gene expression in plants[J]. *Plant Cell & Environment*, 2002, 25(2): 141–151
- [32] Sairam R K, Tyagi A. Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants[J]. *Current Science*, 2004, 86(3): 407–421
- [33] Ranney T, Bassuk N L, Whitlow T H. Osmotic adjustment and solute constituents in leaves and roots of water-stressed cherry trees[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 1991, 116(1): 684–688
- [34] 杜金伟. 水分胁迫对山杏抗旱生理指标及解剖构造的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2009
- [35] Wang Z C, Stutte G W. The role of carbohydrates in active osmotic adjustment in apple under water stress[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 1992, 117(5): 816–823
- [36] Jie Z, Yao Y C, Streeter J G, et al. Influence of soil drought stress on photosynthesis, carbohydrates and the nitrogen and phosphorus absorb in different section of leaves and stem of Fuji/M.9EML, a young apple seedling[J]. *African Journal of Biotechnology*, 2010, 9(33): 5320–5325
- [37] Kobashi K, Gemma H, Iwahori S. Abscisic acid content and sugar metabolism of peaches grown under water stress[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2000, 125(4): 425–428
- [38] Bianco R L, Rieger M, Sung S J S. Effect of drought on sorbitol and sucrose metabolism in sinks and sources of peach[J]. *Physiologia Plantarum*, 2000, 108(1): 71–78
- [39] 柴成林, 李绍华, 徐迎春. 水分胁迫期间及胁迫解除后桃树叶片中的碳水化合物代谢[J]. *植物生理学通讯*, 2001, 37(6): 495–498
- [40] 李天红, 李绍华. 水分胁迫对苹果苗非结构性碳水化合物组分及含量的影响[J]. *中国农学通报*, 2002, 18(4): 35–39
- [41] Li F, Lei H, Zhao X, et al. Characterization of three sorbitol transporter genes in micropropagated apple plants grown under drought stress[J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2012, 30(1): 123–130
- [42] Jie Z. Influence of soil drought stress on photosynthesis, carbohydrates and the nitrogen and phosphorus absorb in different section of leaves and stem of Fuji/M.9EML, a young apple seedling[J]. *African Journal of Biotechnology*, 2010, 9(33): 5320–5325
- [43] 徐迎春, 李绍华, 柴成林, 等. 水分胁迫期间及胁迫解除后苹果树源叶碳同化物代谢规律的研究[J]. *果树学报*, 2001, 18(1): 1–6
- [44] 王有年, 杜方, 于同泉, 等. 水分胁迫对桃叶片碳水化合物及其相关酶活性的影响[J]. *北京农学院学报*, 2001, 16(4): 9–14
- [45] Alcobendas R, Mirás-Avalos J M, Alarcón J J, et al. Effects of irrigation and fruit position on size, colour, firmness and sugar contents of fruits in a mid-late maturing peach cultivar[J]. *Scientia Horticulturae*, 2013, 164(164): 340–347
- [46] Dietrich H, Krüger-Steden E, Patz C D, et al. Increase of sorbitol in pear and apple juice by water stress, a consequence of climatic change?[J]. *Fruit Processing Journal for the Fruit Processing & Juice Producing European & Overseas Industry*, 2007, 17: 348–355
- [47] 张钊. 山梨醇和蔗糖在苹果抵抗干旱胁迫中的作用研究[D]. 陕西咸阳: 西北农林科技大学, 2016
- [48] Li T H, Li S H. Leaf responses of micropropagated apple plants to water stress: nonstructural carbohydrate composition and regulatory role of metabolic enzymes[J]. *Tree Physiology*, 2005, 25(4): 495–504
- [49] 张洁, 高琛稀, 宋春晖, 等. 干旱胁迫对不同苹果砧穗组合根系形态与生理特性的影响[J]. *西北农业学报*, 2015, 24(12): 92–98
- [50] Sitaula R, Fowler A M, Bhowmick S. A study of the effect of sorbitol on osmotic tolerance during partial desiccation of bovine sperm[J]. *Cryobiology*, 2010, 60(3): 331–336
- [51] Mahajan S, Tuteja N. Cold, salinity and drought stresses: An overview[J]. *Archives of Biochemistry Biophysics*, 2005, 444(2): 139–158
- [52] 崔云玲, 王生录, 陈炳东, 等. 不同品种油菜对盐胁迫响应研究[J]. *土壤学报*, 2011, 48(5): 1051–1058
- [53] Mudgal V, Madaan N, Mudgal A. Biochemical mechanisms of salt tolerance in plants: a review[J]. *International Journal of Botany*, 2010, 6(2): 136–143
- [54] Parihar P, Singh S, Singh R, et al. Effect of salinity stress on plants and its tolerance strategies: A review[J]. *Environmental Science & Pollution Research*, 2015, 22(6): 4056–4075

- [55] 刘岩, 王国英, 刘俊君, 等. 大肠杆菌 *gutD* 基因转入玉米及耐盐转基因植株的获得[J]. 中国科学: 生命科学, 1998, 28(6): 542-547
- [56] Tao R, Uratsu S L, Dandekar A M. Sorbitol synthesis in transgenic tobacco with apple cDNA encoding NADP-dependent sorbitol-6-phosphate dehydrogenase[J]. Plant & Cell Physiology, 1995, 36(3): 525-532
- [57] Gao M, Tao R, Miura K, et al. Transformation of Japanese persimmon (*Diospyros kaki Thunb.*) with apple cDNA encoding NADP-dependent sorbitol-6-phosphate dehydrogenase[J]. Plant Science, 2001, 160(5): 837-845
- [58] 陈述. 转 *mtlD/gutD* 双价基因毛白杨大田耐盐性研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2010
- [59] 王慧中, 黄大年. 转 *mtlD/gutD* 双价基因水稻的耐盐性[J]. 科学通报, 2000, 45(7): 724-729
- [60] 刘俊君, 黄绍兴, 彭学贤, 等. 高度耐盐双价转基因烟草的研究[J]. 生物工程学报, 1995, 11(4): 381-384
- [61] Tari I, Kiss G, Deer A K, et al. Salicylic acid increased aldose reductase activity and sorbitol accumulation in tomato plants under salt stress[J]. Biologia Plantarum, 2010, 54 (4): 677-683
- [62] Pommerrenig B, Papiniterzi F S, Sauer N. Differential regulation of sorbitol and sucrose loading into the phloem of plantago major in response to salt stress[J]. Plant Physiology, 2007, 144(2): 1029-1038
- [63] 杨洪兵, 杨世平. 甘露醇和山梨醇对荞麦幼苗耐盐性的效应[J]. 湖北农业科学, 2014, 53(2): 274-276
- [64] 杨洪兵. 外源多元醇对盐胁迫下荞麦种子萌发及幼苗生理特性的影响[J]. 华北农学报, 2013, 28(4): 98-104
- [65] 赵京刚, 张苍梅. 山梨醇浸种对盐胁迫下无花果发芽及幼苗生长的影响[J]. 中国果菜, 2016, 36(7): 19-22
- [66] 汪鑫. 不同形态硼对小麦幼苗的生理生化作用研究[D]. 扬州: 扬州大学, 2008
- [67] Theerakulpisut P, Gunnula W. Exogenous sorbitol and trehalose mitigated salt stress damage in salt-sensitive but not salt-tolerant rice seedlings[J]. Asian Journal of Crop Science, 2012, 4(4): 165-170
- [68] Jain M, Tiwary S, Gadre R. Sorbitol-induced changes in various growth and biochemical parameters in maize[J]. Plant Soil & Environment, 2010, 56(6): 263-267
- [69] Whetter J M, Taper C D. Seasonal occurrence of sorbitol (D-glucitol) in buds and leaves of malus[J]. Canadian Journal of Botany, 2011, 41(1): 175-177
- [70] Hirai M. Seasonal change in sorbitol-6-phosphate dehydrogenase in loquat leaf[J]. Plant Cell Physiology, 1983, 24(5): 925-931
- [71] 夏国海, 宋尚伟, 张大鹏, 等. 苹果幼树休眠前后可溶性糖和氨基酸的变化[J]. 园艺学报, 1998, 25(2): 129-132
- [72] 何丽丹, 刘广明, 杨劲松, 等. 根施甜菜碱缓解黑麦草幼苗盐胁迫效应研究[J]. 土壤学报, 2013, 50(5): 1054-1059
- [73] Chen H, Chen S W, Chen H L, et al. Effects of sugar alcohol and proteins on the survival of *Lactobacillus bulgaricus* LB6 during freeze drying[J]. Acta Scientiarum Polonorum, 2015, 14(2): 117-124
- [74] 徐刚标, 易文, 李美娥, 等. 银杏愈伤组织超低温保存的研究[J]. 林业科学, 2001, 37(3): 30-34
- [75] 谢玉明, 曾继吾, 张秋明, 等. 玻璃化法超低温保存荔枝胚性悬浮细胞[J]. 热带作物学报, 2008, 29(5): 622-625
- [76] 马锋旺, 李嘉瑞. 杏原生质体的超低温保存[J]. 园艺学报, 1998, 25(4): 329-332
- [77] 马锋旺, 李嘉瑞. 杏愈伤组织的超低温保存[J]. 西北植物学报, 1999, 19(1): 67-70
- [78] 杨宇, 李东, 段丽曼, 等. 杏愈伤组织超低温保存技术的研究[J]. 中国果树, 2011(3): 17-20
- [79] 刘一盛, 何卫, 王西瑶, 等. 山梨醇延长马铃薯试管苗低温保存的效应研究[J]. 西南农业学报, 2015, 28(3): 1038-1041
- [80] 吴京姬, 康哲秀, 郎贤波, 等. 利用山梨醇长期保存马铃薯试管苗[J]. 马铃薯杂志, 2014, 28(1): 14-17
- [81] 杨波, 刘宝林, 李娟. 低温保护剂与其分子中羟基排列的关系[J]. 制冷学报, 2015, 36(3): 114-118
- [82] Yu Z J, Lu Y L, Yang X L, et al. Cold hardiness and biochemical response to low temperature of the unfed bush tick *Haemaphysalis longicornis* (Acari: Ixodidae)[J]. Parasites & Vectors, 2014, 7(1): 1-7
- [83] 靳月华, 杜英君, 刘桂珍. 远紫外辐射诱导紫杉产生的活性氧[J]. 植物学报, 2001, 43(4): 380-384
- [84] 白文波, 李品芳, 李保国. NaCl 和 NaHCO₃ 胁迫下马蔺生长与光合特性的反应[J]. 土壤学报, 2008, 45(2): 328-335
- [85] Wang X, Cai J, Jiang D, et al. Pre-anthesis high-temperature acclimation alleviates damage to the flag leaf caused by post-anthesis heat stress in wheat[J]. Plant Physiology, 2011, 168(6): 585-593
- [86] 张蓓蓓, 张辉, 甘卓亭, 等. 干旱高温胁迫对小麦生长及木聚糖含量的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2016, 34(1): 186-192
- [87] Racsko J, Szabo Z, Nyeki J. Importance of the supraoptimal radiance supply and sunburn effects on the apple fruit quality[J]. Acta Biologica Szegediensis, 2005, 49(1/2): 111-114
- [88] Schrader L E, Zhang J G, Sun J S, et al. Postharvest changes in internal fruit quality in apples with sunburn browning[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2009, 134(1): 148-155
- [89] Smirnoff N, Cumbes Q J. Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solutes[J]. Phytochemistry, 1989, 28(4): 1057-1060
- [90] Muizzuddin N, Ingrassia M, Marenus K D, et al. Effect of seasonal and geographical differences on skin and effect of treatment with an osmoprotectant: Sorbitol[J]. Journal of Cosmetic Science, 2013, 64(3): 165-174
- [91] Chae Y K, Kim S H. Searching for Growth Conditions for Optimized Expression of Recombinant Proteins in *Escherichia coli* by Using Two-Dimensional NMR Spectroscopy[J]. Bulletin of the Korean Chemical Society, 2015, 36(1): 66-73

- [92] 姜姗, 李帅, 张彬, 等. 极端高温对西花蓟马存活、繁殖特性及体内海藻糖、山梨醇含量的影响[J]. 中国农业科学, 2016, 49(12): 2310–2321
- [93] Suleman P, Steiner P W. Relationship between sorbitol and solute potential in apple shoots relative to fire blight symptom development after infection by *Erwinia amylovora*[J]. *Phytopathology*, 1994, 84(10): 1244–1250
- [94] Bellaloui N, Dandekar A, Brown P. Manipulation of in vivo sorbitol production alters boron uptake and transport in tobacco[J]. *Plant Physiology*, 1999, 119(2): 735–742
- [95] Brown P H, Shelp B J. Boron mobility in plants[J]. *Plant and Soil*, 1997, 193: 85–101
- [96] Brown P H, Bellaloui N, Hu H, et al. Transgenically enhanced sorbitol synthesis facilitates phloem boron transport and increases tolerance of tobacco to boron deficiency[J]. *Plant Physiology*, 1999, 119(1): 17–20
- [97] 夏金婵, 何奕颢. 植物对硼元素的吸收转运机制[J]. 中国生物化学与分子生物学报, 2009, 25(8): 702–707
- [98] Ohta K, Moriguchi R, Kanahama K, et al. Molecular evidence of sorbitol dehydrogenase in tomato, a non-Rosaceae plant[J]. *Phytochemistry*, 2005, 66(66): 2822–2828
- [99] 周睿, 束怀瑞. 高等植物中的山梨醇及其代谢[J]. 植物生理学通讯, 1993, 29(5): 384–390
- [100] 高文胜. 有袋栽培体系下苹果果实品质发育及其相关因子研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2009
- [101] 王德孚, 杨志军, 孙江妹, 等. 梨不同品种果实可溶性糖积累差异及代谢相关酶活性[J]. 果树学报, 2014(1): 30–38
- [102] 郭雪峰, 李绍华, 刘国杰, 等. 桃果实和叶片中糖分的季节变化及其与碳代谢酶活性的关系研究[J]. 果树学报, 2004, 21(3): 196–200
- [103] 杨爱珍, 张志毅, 孟海玲, 等. 桃果实发育过程中山梨醇及酶活性变化[J]. 林业科学, 2009, 45(5): 143–147
- [104] 邓丽莉, 生吉萍. 苹果果实糖代谢过程及其调控研究进展[J]. 保鲜与加工, 2012, 12(1): 1–5
- [105] Dugalic K, Sudar R, Viljevac M, et al. Sorbitol and sugar composition in plum fruits influenced by climatic conditions[J]. *Journal of Agricultural Science & Technology*, 2014, 16(5): 1145–1155
- [106] 周平, 郭瑞, 廖汝玉, 等. 喷施外源山梨醇对桃果实可溶性糖含量的影响[J]. 中国南方果树, 2015, 45(2): 119–121
- [107] 丁双双, 李燕婷, 袁亮, 等. 糖醇和氨基酸对小白菜钙营养及生长、品质的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2016, 22(3): 744–751
- [108] 沈欣, 袁亮, 李燕婷, 等. 小分子有机物质螯合钙肥的应用效果[J]. 中国土壤与肥料, 2016(3): 87–92
- [109] Makinen K K. Effect of long-term, peroral administration of sugar alcohols on man[J]. *Swedish Dental Journal*, 1984, 8(3): 113–124
- [110] Feng X, Zhao P, Hao J, et al. Effects of sorbitol on expression of genes involved in regeneration of upland rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, 2011, 106(3): 455–463
- [111] 马锋旺, 王飞. 山梨醇作碳源对苹果微体繁殖的效应[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 1996, 24(4): 102–104
- [112] Marino G, Bertazza G, Magnanini E, et al. Comparative effects of sorbitol and sucrose as main carbon energy sources in micropropagation of apricot[J]. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, 1993, 34(3): 235–244
- [113] Kadota M, Imizu K, Hirano T. Double-phase in vitro culture using sorbitol increases shoot proliferation and reduces hyperhydricity in Japanese pear[J]. *Scientia Horticulturae*, 2001, 89(3): 207–215
- [114] Ahmad T, Ali A. Comparison of sucrose and sorbitol as main carbon energy sources in micropropagation of peach rootstock GF-677[J]. *Pakistan Journal of Botany*, 2007, 39(4): 1269–1275
- [115] Yaseen M, Ahmed T, Abbasi N A, et al. In vitro shoot proliferation competence of apple rootstocks M. 9 and M. 26 on different carbon sources[J]. *Pakistan Journal of Botany*, 2009, 41(4): 1781–1795
- [116] Geng P P, La H G, Wang H Q, et al. Effect of sorbitol concentration on regeneration of embryogenic calli in upland rice varieties (*Oryza sativa* L.)[J]. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, 2008, 92(3): 303–313
- [117] Cho J H, Lee J Y, Yong W K. Improvement of shoot regeneration from scutella-derived callus in rice[J]. *Korean Journal of Crop Science*, 2004, 49(1): 52–60
- [118] Markovic M, Grbic M, Dukic M. Effect of sugar alcohol sorbitol on in vitro shoot development of *Dianthus serotinus* Waldst. et Kit[J]. *Bulletin of the Faculty of Forestry*, 2014, (109): 113–124
- [119] 林顺权, 陈振光. 山梨醇对枇杷原生质体分离和培养的效应[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 1997, 26(4): 401–406
- [120] 郝建琴, 许语辉, 黄敏, 等. 山梨醇对栽培稻成熟胚愈伤组织分化的影响[J]. 农业生物技术学报, 2014, 22(8): 983–991

Progresses in Study on Sorbitol Effect on Plants Resistance

YANG Guang¹, LI Lingyu¹, HUANG Mingli¹, YANG Fanchang¹, ZHANG Fengkui²,
XU Rongchen², YAN Dongyun^{1*}

(1 *College of Environmental Science and Technology, Qingdao University, Qingdao, Shandong 266071, China*; 2 *Luhua Well Sunshine Ecotypic Fertilizer Co., Ltd., Tengzhou, Shandong 277527, China*)

Abstract: Sorbitol is an important plant endogenous compound, it has obtained wide and extensive attentions because it plays significant roles in regulating biological processes in plants on the defense and growth to resist various environmental stresses successfully. This paper reviewed the study advances in the changes of sorbitol contents in plants, the effects of exogenous sorbitol on enhancing plant uptake of nutrients under various stresses including drought, saline, low temperature and nutrition deficiency, and on improving the induction percentage of callus tissues, etc. The problems existed in current studies were also analyzed, which indicates that the study on the function mechanism of sorbitol should be emphasized in the future. This review is expected to provide some new insights in understanding the relationship between sorbitol and high efficiency agriculture.

Key words: Sorbitol; Abiotic stress; Plants; Stress tolerance